Beiträge zur Lehre von der Athmungsinnervation.

Von Prof. Dr. **Philipp Knoll.**

Sechste Mittheilung.

Zur Lehre vom Einfluss des centralen Nervensystemes auf die Athmung.

(Mit 3 Tafeln und 3 Holzschnitten.)

Seit mehr als einem halben Jahre mit Versuchen über den Einfluss des centralen Nervensystems auf die Athmung beschäftigt, sehe ich mich, durch die im Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften vom 4. Juli d. J. veröffentlichte vorläufige Mittheilung von N. Mislawsky: Zur Lehre vom Athmungscentrum, veranlasst, die Resultate jener Versuche, soweit letztere bis zu einem gewissen Abschlusse gediehen sind, und zu jener Mittheilung in Beziehung stehen, zu veröffentlichen. Eine solche Beziehung aber ergibt sich insbesondere für Punkt 4 und 5 der fraglichen Mittheilung, in welchen auf Grund von Versuchen an Katzen, einerseits das Vorhandensein eines spinalen automatischen Athmungscentrum und das Eintreten von Reflexen von sensiblen Nerven auf das Diaphragma nach Abtrennung der Med. oblongata verneint wird, und anderseits ausgesprochen wird, dass die Centren, welche im „dritten Ventrikel und den Corpora quadrigemina beschrieben sind, nur nebensächliche Bedeutung haben."

Bekanntlich hat die von Le Gallois und Flourens ausgebildete Lehre, dass die Athmungsbewegungen durch ein in der Med. oblongata liegendes Centrum unterhalten werden, mehrfach und insbesondere in jüngster Zeit durch Langendorff[1]

[1] Vergl. dessen Abhandlungen in den Jahrgängen 1880 bis 1883 des Archives von Du Bois-Reymond, insbesondere die erste und fünfte derselben, welche auch nähere Mittheilungen über die Geschichte des fraglichen Gegenstandes enthalten.

Anfechtung erfahren, welcher der Medulla oblongata im Wesentlichen nur eine regulatorische Einwirkung auf die Athmung zuschreibt, in der Medulla spinalis dagegen automatisch thätige Athmungscentren findet.[1] Er erschliesst dies hauptsächlich daraus, dass bei ganz jungen oder bei erwachsenen mit Strychnin vergifteten Thieren nach Abtrennung der Medulla oblongata „dicht oder wenige Millimeter unterhalb des Calamus scriptorius“ noch ganze Serien von Athembewegungen zu beobachten seien, wenn man den Rückwirkungen der durch die Operation selbst bedingten vorübergehenden Athmungshemmung auf den Gesammtorganismus durch eine unmittelbar an die Operation anschliessende, einige Zeit anhaltende künstliche Lüftung des Versuchsthieres vorbeugt. Die Thatsache, dass die Abtragung der Medulla oblongata, wenn man jene Vorsichtsmassregel nicht trifft, die Athmung sistire, lasse „ eine andere Deutung zu, da in der Med. oblongata Apparate gelegen sind, deren Reizung die Athmung hemmt, und da man annehmen darf, dass ein durch die Med. oblongata geführter Schnitt nicht nur diese Apparate reizt, sondern auch die nahe gelegenen spinalen Centren auf mechanische Weise schädigt.[2]“

Wie nun einerseits diese Erklärung für die Wirkungen der Abtrennung der Oblongata am Calamus, welche eine excitirende Wirkung des Schnittes für die Hemmungsapparate in der Oblongata, und gleichzeitig eine lähmende desselben für die spinalen automatischen Centren annimmt, nicht sehr befriedigen konnte, so hat auch die Deutung der nach dieser Operation unter Umständen noch auftretenden Bewegungen am Respirationsapparate als Athembewegungen im gewöhnlichen Sinne von manchen Seiten her Widerspruch erfahren. Insbesondere geschah dies durch Rosenthal[3], der darauf hinwies, dass selbst Reihen von Athembewegungen als Reflexbewegungen aufgefasst werden können, namentlich bei strychninisirten Thieren, sowie darauf, dass es einerseits unwahrscheinlich sei, dass ein einfacher Schnitt eine lange anhaltende Erregung von Hemmungsfasern bewirke,

---

[1] L. c. Jahrgang 1880. Erste Mittheilung.

[2] L. c. Jahrgang 1881. Fünfte Mittheilung, pag. 537.

[3] Biolog. Centralblatt I. Bd., pag. 88 ff.

und dass anderseits, wie Kronecker und Markwald beobachteten, electrische Reizung der vom Gehirn abgetrennten Medulla oblongata die nach jener Abtrennung eintretenden Athmungspausen durch Athembewegungen unterbreche, also nicht eine Hemmung, sondern eine Erregung der Athmung bedinge.

Da Langendorff trotz dieser Einwendungen auf seiner Deutung der nach Abtrennung der Oblongata vom Rückenmarke zu beobachtenden Erscheinungen beharrt,[1] schien es mir angezeigt, diese Frage einer weiteren Prüfung zu unterziehen. Ich sah dabei zunächst von einer Wiederholung der Versuche Langendorff's an neugebornen und strychninisirten Thieren ab, da einerseits das Nervensystem neugeborner Thiere, wie bekannt, in manchen Beziehungen anders reagirt, wie jenes erwachsener, und ein zuverlässiger Rückschluss aus dem Verhalten ersterer Thiere nach jener Operation auf die Verhältnisse bei letzteren mir nicht möglich schien, und da mir anderseits die hochgradige Steigerung der Reflexerregbarkeit durch Strychnin die Gefahr einer Verwechslung von Reflexbewegungen, die eventuell auch einen rhythmischen Charakter annehmen können, mit automatisch ausgelösten Athembewegungen nahe zu rücken schien.

Ich suchte darum eine Entscheidung hinsichtlich der Frage, ob die Athembewegungen erwachsener Thiere ihren Antrieb von der Medulla spinalis oder von höher gelegenen Hirntheilen aus erhalten, durch den Vergleich der Folgen vollständiger mit jenen unvollständiger Abtrennung der Medulla oblongata herbeizuführen.

Als Versuchsthiere dienten durchwegs ältere Kaninchen, die aber zum Theile noch nicht ausgewachsen waren. Wegen der gleichzeitigen Wirkung der Narkotika auf die Athmungsinnervation wurde die Narkose vermieden. Behufs Abtrennung der Medulla oblongata legte ich die Membrana atlanto-occipitalis und darauf den Calamus scriptorius im Wesentlichen in derselben Weise wie Langendorff blos, und entfernte, um grösseren Spielraum zu gewinnen, auch den Atlas. Die Abtrennung erfolgte fast stets durch Scheerenschnitt, da ich hiebei eine reinere Schnittfläche erhielt, als bei Schnitten mit dem Messer. Handelte es sich um

[1] L. c. Jahrgang 1884. Fünfte Mittheilung, pag. 534.

die vollständige Durchtrennung einer angeschnittenen Rückenmarkshälfte, so wurde der spätere Schnitt, um ihn von dem früheren leicht scheiden zu können, stets im Winkel zu dem letzteren angelegt. Nach dem Tode des Thieres wurde die Entfernung der Schnitte von der Spitze des Calamus sofort mit dem Zirkel abgemessen, und bei unvollständigen Abtrennungen auch die Ausdehnung des Schnittes in der Breite bestimmt; auf Grund dieser Bestimmungen wurden dann die bei den einzelnen Versuchen geführten Schnitte jeweils in eine schematische Zeichnung der betreffenden Theile des centralen Nervensystemes eingetragen. Die Schnittführung geschah, abgesehen von ganz vereinzelten Ausnahmen, stets bei gleichzeitiger Verzeichnung der Athembewegungen.

Die Controle hinsichtlich der Ausdehnung der Schnitte in die Tiefe erfolgte zumeist durch eine genaue Untersuchung unmittelbar nach dem Tode des Thieres, in sechs Fällen aber an den vorher in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten Präparaten.

Die vollständige Abtrennung der Medulla oblongata wurde theils in einem einzigen, theils in mehreren Schnitten, in zwölf Fällen durchgeführt, und zwar in drei Fällen unmittelbar an der Spitze des Calamus scriptorius, in den übrigen Fällen 2 bis 4 Mm. entfernt davon. Die Athembewegungen erloschen in allen zwölf Fällen sofort, und zwar in eilf Fällen nach dem Vorhergehen flüchtiger inspiratorischer Wirkungen, die theils in Beschleunigung der Athmung bei Inspirationsstellung, theils in einer vereinzelten sehr jähen und tiefen Inspiration bestanden (Taf. I, Fig. 1, 5, 8); in einem Falle aber, in welchem die Athmung in Folge der vorhergehenden Operationen sehr selten geworden war, ohne jedes Zeichen inspiratorischer Erregung (Taf. I, Fig. 11). Auch durch die sofortige Einleitung der künstlichen Ventilation mittels des Hering'schen Respirationsapparates konnte die spontane Athmung nach vollständiger Abtrennung der Medulla oblongata bei meinen Versuchsthieren nicht wieder hervorgerufen werden.

Nach dem Erlöschen der Athembewegungen zeigte die Athmungscurve in eilf Fällen gar keine weiteren spontanen Druckschwankungen in den Athmungsorganen an (Taf. I, Fig. 1, 5, 8); in einem Falle bestanden noch durch $1^1/_2$ Minuten, bei heftigen Krämpfen der Skeletmuskulatur, solche Druckschwan-

kungen, deren unregelmässiger Charakter aber die Deutung derselben als eigentliche Athembewegungen verbot.

Die unvollständige Durchschneidung wurde in fünfzehn Fällen und zwar 2 bis 4 Mm. unter der Spitze des Calamus scriptorius ausgeführt. Sofortiges Erlöschen der Athembewegungen wurde hienach nur in einem Falle beobachtet, und zwar nach Ausführung zweier, nur einen 2 Mm. breiten Strang an der lateralen Seite der rechten Rückenmarkshälfte intact lassenden Schnitte bei einem sehr kleinen, in Folge vorhergegangener Durchschneidung eines Phrenicus etwas dyspnoischen Thiere. Auch bei diesem Thiere aber hatte die Athmung etwas verlangsamt fortbestanden, so lange nur der eine, auf die linke Rückenmarkshälfte beschränkte Schnitt angelegt worden war.

In zwei anderen dieser 15 Fälle erlosch die Athmung kurze Zeit nachder Schnittführung. Beide Fälle betrafen Thiere, denen vorher das Grosshirn unter erheblicher Blutung exstirpirt worden war. In dem einen Falle hielt die Athmung noch durch 20 in dem anderen durch 40 Secunden an, und erlosch unter fortschreitender Verlangsamung. In drei weiteren Fällen erlosch die Athmung mehrere Minuten nach unvollständiger Durchschneidung spontan unter zunehmender Verlangsamung. In neun Fällen trat der Athemtod längere Zeit nach der unvollständigen Durchschneidung in Folge des Anlegens eines vollständig durchtrennenden Schnittes oder anderweitiger Tödtung des Versuchsthieres ein.

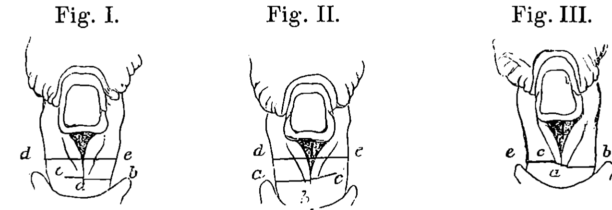
Die unmittelbare Wirkung einer unvollständigen Durchschneidung des Rückenmarkes an der bezeichneten Stelle bestand in der Regel in Beschleunigung und Abflachung der Athmung bei Inspirationsstellung (Taf. I, Fig. 2, 3, 7, 9, 10). Zuweilen trat nur Beschleunigung (Taf. II, Fig. 1), zuweilen starker Krampf der Inspirationsmuskeln ohne Beschleunigung (Taf. I, Fig. 6. Taf. 2 Fig. 2), zuweilen auch Schreien ein (Taf. II, Fig. 6).

Die primären Schnittwirkungen auf die Athmung waren also identisch mit den Erscheinungen bei Erregung sensibler Nerven.[1] Die Dauer und die Ausprägung dieser primären Wirkungen war in den einzelnen Fällen sehr verschieden; regelmässig aber folgte denselben nach einiger Zeit eine zuweilen sehr ausgeprägte,

[1] Vergl. meinen fünften Beitrag zur Lehre von der Athmungsinnervation in diesen Sitzungsberichten.

manchmal aber nur sehr geringfügige Verlangsamung der Athmung, die oft mit einer mässigen Abflachung derselben einherging. (Vergl. Taf. I, Fig. 2 bis 5, 6 bis 8, 9 bis 11.) In acht Fällen, in denen lateral oder medial nur ein $1^1/_2$ bis 2 Mm. breiter Strang des Rückenmarkes intact geblieben war, bestand trotzdem die Athmung noch durch längere Zeit verlangsamt fort, bis durch vollständige Durchschneidung oder in anderer Weise Athemtod herbeigeführt wurde. Die vollständige Durchschneidung erfolgte dabei in zwei Fällen, durch Durchtrennung des intact gebliebenen Stranges in der Höhe des alten Schnittes, in vier Fällen durch Anlegen eines neuen weiter hirnwärts gelegenen Schnittes. Curvenbeispiele von drei solchen Fällen mit gleichzeitiger Darstellung der geführten Schnitte an einer Abbildung der betreffenden Theile des centralen Nervensystemes, dürften den Verlauf der Erscheinungen hiebei am besten versinnlichen. Die Curven sind sämmtlich auf Tafel I zu suchen.

Fig. I. Fig. II. Fig. III.



Curve 2 gibt die Erscheinungen bei dem Anlegen des Schnittes *a b* auf Fig. I, Curve 3 jene bei dem 90 Secunden später geführten Schnitt *a c* wieder; Curve 4 stellt die Athmung 30 Secunden hierauf dar, und Curve 5 dieselbe bei dem 456 Secunden später erfolgenden Schnitte *d e*. In Curve 9 ist die Athmung beim Anlegen des Schnittes *a b* auf Fig. II ausgeprägt, in Curve 10 jene beim 70 Secunden später erfolgten Schnitte *b c*, und in Curve 11 jene beim 100 Secunden hierauf ausgeführten Schnitte *d e*. Curve 6 versinnlicht die Erscheinungen bei Vollzug des Schnittes *a b* auf Fig. III; Curve 7 jene bei dem 200 Secunden später erfolgten Schnitte *a c* und Curve 8 endlich die Folgen des 190 Secunden hienach angelegten Schnittes *c e*.

Die Ergebnisse der angeführten Versuche sind sonach dahin zusammenzufassen, dass:

1. Vollständige Durchtrennung der Medulla am Calamus scriptorius nach momentaner inspiratorischer Erregung bei älteren

Kaninchen regelmässig zum sofortigen Erlöschen der Athmung führt, die durch künstliche Lüftung nicht wieder wachzurufen ist.

2. Unvollständige Durchtrennung an derselben Stelle zunächst zu inspiratorischer Erregung von verschiedener Dauer, eventuell auch zum Schreien, in späterer Folge aber zu Seltenerwerden der Athmung führt, und unter Umständen zum allmähligen Erlöschen der Athembewegungen Anlass gibt.

Schnitte in die Medulla in der angegebenen Gegend wirken also wie die Erregung sensibler Nerven, eine Erfahrung, die im Einklang steht mit den von mir in meiner fünften Mittheilung auf pag. 15 angeführten Beobachtungen über die Wirkungen einer Exstirpation des Gehirnes oder einer entfernter von der Oblongata vorgenommenen Rückenmarksdurchschneidung. Da ich niemals Athmungshemmung und nur ein einziges Mal sofortiges, und trotz künstlicher Ventilation bleibendes Erlöschen der Athembewegungen als primäre Wirkung unvollständiger Durchtrennung bei meinen Versuchen eintreten sah, kann ich auch den Athmungsstillstand nach vollständiger Durchtrennung der Medulla an derselben Stelle nicht auf die Erregung von Hemmungsapparaten durch den Schnitt beziehen, sondern nur auf die Ausschaltung eines von den höher gelegenen Theilen des centralen Nervensystemes ausgehenden Antriebes zur Athmung. Besonders beweiskräftig scheinen mir in dieser Richtung die Fälle, in denen die Athembewegungen fortbestanden, so lange die Medulla oblongata noch durch einen schmalen Strang mit der Medulla spinalis zusammenhing, aber sofort erloschen, als dieser Strang durchtrennt wurde.

In jenen höher gelegenen Theilen wird man daher im Anschluss an die Lehre von Le Gallois und Flourens bei älteren Thieren das automatische Athemcentrum suchen müssen. Fälle wie die drei vorher in Abbildungen und Curven wiedergegebenen lehren zugleich, dass das Intactbleiben eines schmalen Stranges in der Schnittgegend ausreicht zur Fortleitung der vom Athmungscentrum ausgehenden Impulse, wobei erst eine spätere eingehende Untersuchung der Präparate ergeben muss, ob diese Fortleitung durch die weissen Stränge allein erfolgen kann, oder ob die Integrität einer wenn auch ganz schmalen Zone grauer Substanz Grundbedingung für dieselbe ist.

An dieser Anschauung, dass die Athmungsimpulse von hirnwärts vom Calamus scriptorius gelegenen Theilen des centralen Nervensystemes ausgehen, kann auch der Umstand nichts ändern, dass bei unvollständiger Durchschneidung der Medulla in der angegebenen Gegend die Athmung secundär eine oft allmählig fortschreitende Verlangsamung erfährt, und zuweilen spontan in kürzerer Zeit oder in mehreren Minuten erlischt. Die Nebenwirkungen derartiger Eingriffe sind ja so bedeutend, dass solche später auftretende Erscheinungen gewiss nicht ohne weiters als directe Wirkungen des Schnittes auf die Athmungsnerven aufgefasst werden können.

Ich möchte weiter zu Gunsten dieser Anschauung über die Lage des Athemcentrums noch folgende Beobachtung anführen. Wie ich in meiner fünften Mittheilung angegeben habe, gelingt es, durch Erregung sensibler Nerven, sei es von der Endausbreitung derselben oder von den Stämmen aus, Athempausen, sofern sie nicht durch kräftige exspiratorische Erregung oder durch künstliche Ventilation herbeigeführt worden sind, durch Gruppen von Athembewegungen zu unterbrechen.

Wendet man diese Reize bei Thieren an, bei denen Athmungsstillstand durch vollständige Durchtrennung der Medulla in der angegebenen Gegend hervorgerufen wurde, so kommt es, wie ich schon in meiner fünften Mittheilung hervorgehoben, bei älteren, nicht strychninisirten Thieren nur zu einer isolirten Contraction inspiratorischer Muskeln (Taf. I, Fig. 1, 8, 11). Auch Reize, die unmittelbar vor jenem Eingriff zum Schreien geführt haben, wirken dann nur in dieser Weise. Wendet man diese Reize aber bei Thieren an, bei denen unter sonst gleichen Versuchsbedingungen, Athmungsstillstand durch Verletzungen der Oblongata, nach denen noch ein grosser Theil derselben in ununterbrochener Verbindung mit der Medulla spinalis blieb, erzeugt wurde, so treten öfter Gruppen von Athembewegungen auf (Taf. II, Fig. 7).

Muss danach das Centrum, von dem aus die Athembewegungen automatisch angeregt werden, und reflectorisch Gruppen von Athembewegungen ausgelöst werden können, hirnwärts vom Calamus scriptorius gesucht werden, so ergibt sich eine weitere Begrenzung seiner Lage dadurch, dass nach

Exstirpation des Grosshirnes und der Stammganglien, einschliesslich der hinteren Vierhügel, spontane, ganz rhythmische Athmung fortbestehen kann und die Auslösung von Gruppen von Athembewegungen durch die angegebenen Reize möglich ist.

Ich muss den diesbezüglichen Angaben von Christiani[1] vollständig beipflichten, kann dies jedoch nicht in Bezug auf seine Angaben über die Existenz eines inspiratorischen Centrums in den Seh- und eines exspiratorischen in den vorderen Vierhügeln. Ebensowenig kann ich mit Martin und Booker ein inspiratorisches Centrum in den hinteren Vierhügeln annehmen.[2] Um eine Stelle des centralen Nervensystemes als Inspirations- oder Exspirationscentrum zu bezeichnen, müsste doch einerseits localisirte Reizung dieser Stelle in- oder exspiratorische Wirkungen nach sich ziehen, die von benachbarten Hirntheilen nicht zu erzielen sind, anderseits müsste die Zerstörung dieser Theile entweder irgend welche Störung der In- oder Exspiration, oder falls das Centrum lediglich ein Reflexcentrum sein soll, den Ausfall bestimmter in- oder exspiratorischer Reflexe bedingen.

Nun gehen wohl die Angaben Christiani's dahin, dass die von den Sehhügeln durch electrische oder mechanische Reizung auszulösenden inspiratorischen Wirkungen nur von einer kleinen, umschriebenen Stelle derselben aus zu erzielen seien, und dass von den vorderen Vierhügeln blos exspiratorische, von den hintern blos inspiratorische Wirkungen hervorgerufen werden können. Weiter führt er an, dass die Athmungscurven nach Exstirpation des Inspirationscentrums in den Sehhügeln den Curven nach Vagussection ähneln, indem „die Inspirationsgipfel abgerundet und verlängert seien und wohl auch exspiratorische Pausen eintreten"; ferner dass Vagussection nach Sectio post corpora quadrigemina der Athmung tetanischen Typus verleiht, indem auf lange Inspirationsstillstände lange Stillstände in meist

---

[1] Experimentelle Beiträge zur Physiologie des Kaninchenhirnes und seiner Nerven. Monatsbericht der Berliner Akademie vom Februar 1881.

[2] Da mir die Publication von Martin und Booker nicht zugänglich war, muss ich mich hinsichtlich der Angaben dieser Forscher auf das im Jahresbericht für Anatomie und Physiologie für 1878, pag. 80 enthaltene Referat beziehen.

activer Exspiration folgen; und endlich dass nach letzterer Operation die Psychoreflexe und die optischen und akustischen Reflexe auf die Athmung entfallen.

Allein der Wegfall der Psychoreflexe, zu denen ich nach meiner fünften Mittheilung auch die optischen Reflexe rechnen muss, erklärt sich zur Genüge aus dem Wegfall der Grosshirnwirkungen, den akutischen Reflex aber, dessen Inconstanz ich ebenda hervorhob, sah ich nach Sectio post corpora quadrigemina fortbestehen. Den von Christiani angegebenen Typus der Athmung bei Vagusdurchschneidung nach Sectio post corpora quadrigemina beobachtet man öfter, wenn man bei Thieren die durch vorhergehende Operationen sehr erschöpft sind, die Vagi durchschneidet, und die Abrundung und Verlängerung der Inspirationsgipfel, sowie der Eintritt exspiratorischer Pausen ist, wie Curven, auf die ich später verweisen werde, lehren, keineswegs eine nothwendige Folge der Ausschaltung des „Inspirationscentrums im dritten Ventrikel.“

Ebensowenig aber wie ich das Auftreten charakteristischer Störungen der Athmung nach dem Ausschalten der von Christiani und Martin und Booker beschriebenen Respirationscentren erkennen konnte, ebensowenig vermochte ich zu finden, dass die electrische oder mechanische Reizung der von jenen Autoren bezeichneten Hirntheile Wirkungen auf die Athmung ausübt, die durch dieselben Reize von benachbarten Hirntheilen aus, nicht zu erzielen wären. Zur Begründung dieser Angaben verweise ich auf folgende zum Theile an narkotisirten, zum Theile an nichtnarkotisirten Kaninchen gemachten Beobachtungen.

Bei Exstirpation des Grosshirnes, welche ich in derselben Weise ausführte wie Christiani, sah ich stets eine sehr bedeutende Beschleunigung der Athmung eintreten, die anfangs gewöhnlich mit einer starken Abflachung bei Inspirationsstellung verknüpft war (Taf. II, Fig. 8). Nach einiger Zeit nahm dann die Athmung, falls die Blutung bei der Operation nicht zu gross war, sowohl in Bezug auf Frequenz als auf Tiefe wieder die frühere Beschaffenheit an (Taf. II, Fig. 8 *a*). Reizte ich dann die blosgelegten Seh- und Vierhügel mit den Strömen eines Du Bois'schen Inductoriums, das mit Helmholtz'scher Vorrichtung versehen und mit einem Daniell armirt war, so erhielt

ich sowohl von den Seh- als den vorderen und hinteren Vierhügeln aus mit dem wirksamen Reizminimum stets Beschleunigung der Athmung, die bei Reizung der Vierhügel bald mit geringer Abflachung, bald mit Vertiefung (Taf. II, Fig. 4, 9, 10), bei jener der Sehhügel gewöhnlich mit Abflachung verknüpft war (Taf. II, Fig. 3; Taf. III, Fig. 1). Das wirksame Reizminimum lag zumeist zwischen 7 und 10 Ctm. Rollenabstand, bei 4500 Windungen der secundären Spirale, d. h. es waren stets ziemlich starke Ströme zum Erzielen eines Effectes nothwendig. An den Sehhügeln war öfter nur vom hinteren, d. h. an die Vierhügel angrenzenden Abschnitte aus Wirkung zu erzielen, öfter aber auch vom vorderen, der übrigens bei der Gehirnexstirpation leichter einer Schädigung ausgesetzt ist. An den Vierhügeln konnte ich eine Differenz in der Erregbarkeit der einzelnen Abschnitte nicht bemerken.

Es besteht demnach keine wesentliche Verschiedenheit in der Wirkung, den elektrische Minimalreize bei Application an verschiedenen Stellen der Seh- oder Vierhügel auf die Athmung ausüben, indem sie durchwegs anregend auf diese einwirken. Auch bei Verstärkung der Ströme wird zunächst kein wesentlicher Unterschied bemerkbar (Taf. II, Fig. 9, 10; Taf. III, Fig. 2); bei erheblicher Verstärkung aber erhält man bei Application an dem unteren Abschnitt der vorderen Vierhügeln zuweilen allgemeinen Zitterkrampf, der besonders an den Augen, dem Schwanz und den Flanken ausgesprochen ist und mit minimalen flatternden Athemschwankungen oder vollständigem Stillstand der Athmung verknüpft ist (Taf. II, Fig. 5), — Erscheinungen, die man bei mechanischer oder elektrischer Reizung am Boden des Aquaeductus Sylvii oft beobachtet.

Ebenso wie die elektrische lässt auch die mechanische Reizung des vorderen oder hinteren Abschnittes der Sehhügel und der vorderen oder hinteren Vierhügel keinen wesentlichen Unterschied der Wirkung auf die Athmung, je nach der Stelle der Reizung erkennen.

Ich habe diese Art der Reizung, und zwar durch Schnittführung mit einer scharfen Scheere, insbesondere oft geübt, da hiebei einerseits die localisirte Reizung weit mehr gesichert

erschien, als bei Verwendung relativ starker elektrischer Ströme [1] und anderseits die Beobachtung etwaiger Ausfallserscheinungen ermöglicht war. Ich ging dabei gewöhnlich so vor, dass ich mit der Schnittführung am vorderen Rande der Sehhügel begann, dann successive Schnitte in der Mitte derselben, am vorderen Rande und in der Mitte der vorderen, und am vorderen Rande der hinteren Vierhügel anlegte. In der Mehrzahl der Versuche wurden die Schnitte möglichst tief in die Substanz der betreffenden Hirntheile geführt, bei einzelnen Thieren aber wurde nur beiläufig die obere Hälfte angeschnitten, und später erst unter Umständen der Schnitt in die Tiefe verlängert. In allen Fällen nun, in denen jene Schnitte wirksam waren — die bessere oder schlechtere Ausführung der Gehirnexstirpation hatte sichtlich hierauf Einfluss — war die Wirkung derselben auf die Athmung durchwegs im Wesentlichen dieselbe, nämlich ein bald ganz flüchtiger, bald anhaltenderer Übergang der Athmungsmuskeln in Inspirationsstellung, und eine mehr oder weniger ausgeprägte Abflachung und Beschleunigung der Athmung (Taf. III, Fig. 3 bis 5, 9, 15 bis 18). Nach Ablauf dieser, mit den Veränderungen der Athmung bei Erregung sensibler Nerven identischer Reizerscheinungen, war die Athmung entweder ganz unverändert, oder etwas, beziehungsweise bei Interferenz erheblicherer Blutungen, beträchtlich verlangsamt. Reizte ich an den medullarwärts liegenden Schnittflächen in den Vierhügeln, den um den Aquaeductus Silvii gelegenen Theile mit Inductionsströmen, so erhielt ich bei Anwendung des wirksamen Reizminimum stets Beschleunigung und Abflachung der Athmung, und zwar gewöhnlich bei Mittelstellung; bei Verstärkung des Reizes trat in der Regel Steigerung der Beschleunigung bei ausgesprochener Inspirationsstellung, unter Umständen Zitterkrampf mit Stillstand der Athmung in Mittelstellung ein (Taf. III, Fig. 6 bis 8, 10, 11, 20, 21). Dieselben Erscheinungen hatte die elektrische Reizung bei Application der Elektroden auf den Boden des Aquaeductus Sylvii zur Folge (Taf. III, Fig. 12 bis 14). Hiebei, sowie bei Reizung der unterhalb der Sylvi'schen

---

[1] Auch Christiani hat, wie aus der Erklärung der seinem Buche: Zur Physiologie des Gehirnes, Berlin 1885, beigegebenen Abbildungen hervorgeht, erst bei Rollenabstand 6—10 Beschleunigung der Athmung erzielt.

Wasserleitung gelegenen Theile der Schnittfläche, reichten gewöhnlich etwas schwächere Ströme zum Erzielen gleicher Erscheinungen aus wie bei Reizung der oberhalb der Wasserleitung gelegenen Theile der Schnittfläche.

Abgesehen von dem Stillstand der Athembewegungen in Mittelstellung, der sich oft bei dem allgemeinen Zitterkrampf einstellt, der auf Reizung der angegebenen Stellen mit stärkeren Strömen eintritt, habe ich also bei Reizung der Seh- und Vierhügel an der Aussenfläche, bei Durchschneidung dieser Gebilde und bei Reizung der gewonnenen medullarwärts gelegenen Schnittflächen sowie des Aquaeductus Sylvii durchwegs nur, wie bei schwächerer Erregung sensibler Nerven, Beschleunigung der Athmung und Tiefstand des Zwerchfells in verschiedenen Combinationen und niemals exspiratorische Wirkungen beobachtet.

Welche Umstände bei dem Erzielen exspiratorischer Wirkungen bei Reizung der vorderen Vierhügel „dicht unten und neben dem Aquaeductus Sylvii" durch Christiani in's Spiel gekommen sein mögen, vermag ich nicht sicher zu entscheiden, doch vermuthe ich nach den auf Taf. II, Fig. 1 und 3 des Buches von Christiani enthaltenen Abbildungen dieser exspiratorischen Wirkungen, dass es sich um ein durch schmerzhafte Reizung bedingtes Schreien gehandelt hat [1], dass also vielleicht die Stärke des Reizes, beziehungsweise die Verbreitung des Stromes auf sehr empfindliche Nerven, die Grundlage dieses Reizerfolges ist. Da die intrakranielle Durchschneidung des Trigeminus bei Kaninchen bekanntlich gewöhnlich Schreien erzeugt, und Christiani selbst eine Analogie zwischen den durch ein „inspiratorisches" Schreien sich charakterisirenden Nachwirkungen der Reizungen des „Exspirationscentrums" und dem Schreien nach Trigeminusreizung hervorhebt, so liegt wohl der Gedanke nicht sehr fern, dass die ganzen Veränderungen der Athmung, die Christiani bei Reizung des „Exspirationscentrums" erhalten hat, auf eine durch Stromschleifen bedingte intrakranielle Trigeminusreizung zurückzuführen sind.

---

[1] Vgl. meine fünfte Mittheilung, Taf. I, Fig. 16.

Die Gesammtheit der angeführten Thatsachen aber zwingt mich, zu dem auf Seite 336 dieser Mittheilung gewissermassen schon vorweggenommenen Schluss, dass es keine besonderen Respirationscentren in den Seh- und Vierhügeln gibt. Die Erscheinungen am Athmungsapparate, welche man bei Reizung dieser Theile des centralen Nervensystems erhält, sind dieselben, wie jene, welche durch schwächere Erregung peripherer sensibler Nerven, durch Durchschneidung des Rückenmarkes und durch Exstirpation des Grosshirnes hervorgerufen werden. Auch mechanische Reizung des Kleinhirnes wirkt gleichartig, wie man sich überzeugen kann, wenn man längs des Wurmes einen die Dicke des Kleinhirnes durchsetzenden Scheerenschnitt führt.

Ich kann danach in den Wirkungen aller der eben genannten Eingriffe in das centrale Nervensystem nichts Anderes sehen, als die Folgen einer Erregung der in demselben enthaltenen sensiblen, beziehungsweise psychischen Leitungsbahnen, die direct oder indirect mit dem Athmungscentrum und den Centren für die Athmungsnerven im Rückenmarke in Verbindung treten. Ich stelle mir die Verhältnisse dabei so vor, dass das in der Medulla oblongata liegende Athemcentrum, das auf den Blutreiz durch rhythmische Thätigkeit reagirt, einerseits durch psychische Erregung und durch Erregung der meisten sensiblen Nerven eine Steigerung seiner Thätigkeit, anderseits aber durch Erregung bestimmter Nerven (gewisse Vagus- und Trigeminusfasern und Splanchnicus) auch eine Hemmung derselben erfahren kann. Die vom Athemcentrum ausgehenden Impulse pflanzen sich zu den Centren der Athemnerven im Rückenmarke fort, welche ihrerseits wieder, wie ich nach den in meiner fünften Mittheilung auf Seite 324 angeführten Beobachtungen annehmen muss, von den meisten sensiblen Nerven aus direct erregt werden können. Für die Ansicht, dass eine solche directe, nicht durch das automatische Athemcentrum vermittelte Erregung dieser Centren auch vom Grosshirn aus stattfinden kann, lässt sich begreiflicherweise keine experimentelle Beobachtung anführen, doch halte ich dies darum für wahrscheinlich, weil die Athemmuskeln willkürlich ganz beliebig in Thätigkeit versetzt werden können.

Wir hätten danach wie beim Herzen ein automatisches Centrum mit excitirenden und deprimirenden Nerven anzunehmen;

ausserdem aber noch im Rückenmarke liegende Centren für die zu den Athmungsmuskeln gehenden Nerven, welche, wie dies für die der Ortsbewegung dienenden Reflexmechanismen im Rückenmarke gegenwärtig angenommen wird, sowohl von der Peripherie aus durch sensible Reize, als vom Gehirn aus willkürlich in Thätigkeit versetzt werden können, — eine Anschauung, die übrigens im Wesentlichen schon J. Rosenthal in der früher bereits citirten Abhandlung „Altes und Neues über Athembewegungen“ in dem ersten Bande des biologischen Centralblattes auf Seite 92 entwickelt hat.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Curven geben die Athembewegungen wieder und sind durch Verzeichnung der in einen geschlossenen Luftraum erfolgenden Exspiration gewonnen. Die niederen senkrechten Striche auf der Abscisse markiren Secunden. Die höheren durch eine zweite Horizontale miteinander verbundenen Striche Eintritt und eventuell Dauer eines Eingriffes. Die Curven sind von links nach rechts zu lesen. J. R. A. bedeutet Verwendung eines mit 1 Daniell armirten Inductoriums nach Du Bois-Reymond bei dem angegebenen Rollenabstand. Sämmtliche Curven wurden von Kaninchen abgenommen. Narkose der Versuchsthiere ist besonders bemerkt.

Tafel I.

Fig. 1. Bei *x* vollständige Durchschneidung des Halsmarkes dicht unter dem Calamus scriptorius. Reizung des Ischiadicus. bei *a* mit J. R. A. 25, *b* mit 20, *c* mit 15, *d* mit 10, *e* bis *k* mit 5.

2. Schnitt *ab* auf Fig. I (im Text).
3. Schnitt *ac* ebenda.
4. Athmung 30 Secunden hierauf.
5. Schnitt *de* auf Fig. I (im Text).
6. Schnitt *ab* auf Fig. III (im Text).
7. Schnitt *ac* ebenda.
8. Bei *a* Schnitt *ce* ebenda; *b* Kneifen des Beines.
9. Schnitt *ab* auf Fig. II (im Text).
10. Schnitt *bc* ebenda.
11. und 11*a*. X, Schnitt *dc* ebenda; *a*—*f* Kneifen des Schwanzes. Von *g*—*h* Verzeichnung der Abscisse des Pneumographen im Verlauf einer zwei Minuten währenden künstlichen Ventilation.

Tafel II.

Fig 1. Beschleunigung der Athmung bei Durchschneidung der linken Rückenmarkshälfte, 2 Mm. unterhalb des Calamus scriptor.

2. Durchschneidung der rechten Rückenmarkshälfte. 2 Mm. unterhalb des Calamus scriptorius.
3. Reizung der Aussenfläche des rechten Sehhügels. J. R. A. 10.
4. Reizen der Aussenfläche des rechten vorderen Vierhügels. J. R. A. 10.
5. Reizen derselben Stelle bei demselben Thiere. J. R. A. 6.
6. Bei *a* Schnittführung durch die linke Rückenmarkshälfte, 4 Mm. unterhalb des Calamus.

Fig. 7. Kneifen des Schwanzes bei einem Thiere, bei welchem in Folge einer Durchschneidung der Oblongata Athmungsstillstand eingetreten war.

8. Exstirpation des Groshirnes.

8*a*. Athmung bei diesem Thiere 110 Secunden später.

9. Reizender Aussenfläche des linken vorderen Vierhügels. J. R. A. 10. Mit Morphium narkotisirtes Thier.

10. Reizen derselben Stelle bei demselben Thiere. J. R. A. 9.

Tafel III.

Fig. 1. Reizen der Aussenfläche des linken Sehhügels mit J. R. A. 7. Dasselbe Thier wie bei Fig. 9, 10 auf Taf. II.

2. Reizen derselben Stelle desselben Thieres wie bei Fig. 9, 10 auf Taf. II. J. R. A. 8.

3. Schnitt am vorderen Rande der Sehhügel.

4. Schnitt in der Mitte der Sehhügel.

5. Schnitt am vorderen Rande der vorderen Vierhügel.

6. Reizen der medullarwärts gelegenen Schnittfläche. J. R. A. 12.

7. Reizen ebenda. J. R. A. 10.

8. Reizen ebenda. J. R. A.. 8.

9. Schnitt durch die Mitte der vorderen Vierhügel.

10. Reizen der medullarwärts gelegenen Schnittfläche. J. R. A. 8.

11. Reizen ebenda. J. R. A. 6.

„ 12. Reizen des Bodens der Sylvi'schen Wasserleitung. J. R. A. 10.

13. Reizen ebenda. J. R. A. 8.

14. Reizen ebenda. J. R. A. 5.

15. Schnitt am vorderen Rande der hinteren Vierhügel.

„ 3—15. wurden an einem und demselben Thiere gewonnen, und zwar Fig. 3—14 in ziemlich rascher Aufeinanderfolge. Fig. 15 wesentlich später.

„ 16. Schnitt am vorderen Rande der vorderen Vierhügel beiläufig bis in die Mitte der Substanz derselben reichend.

17. Vertiefung dieses Schnittes.

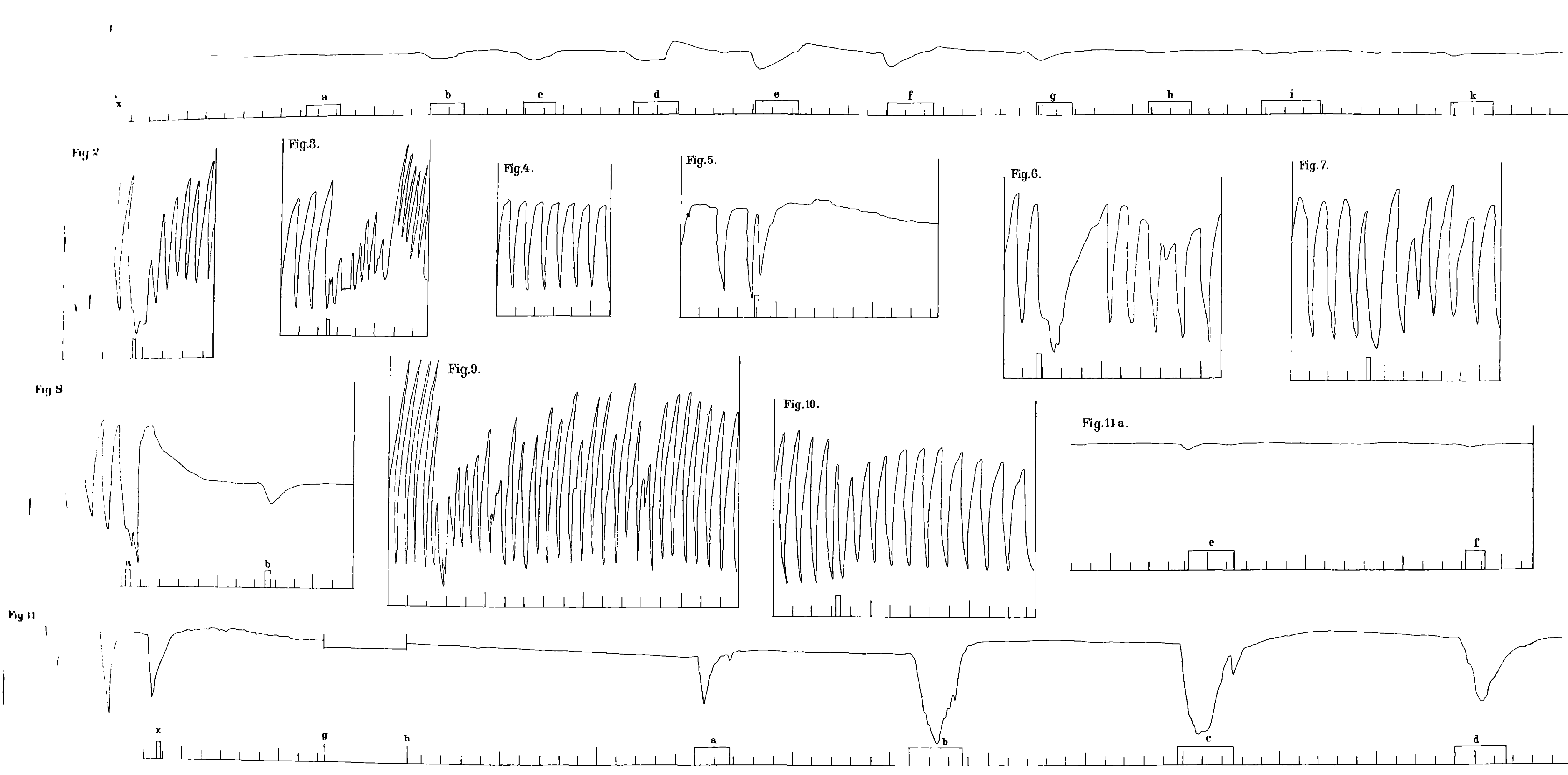
18. Schnitt am vorderen Rande der hinteren Vierhügel.

16—18 stammen von einem und demselben Thiere.

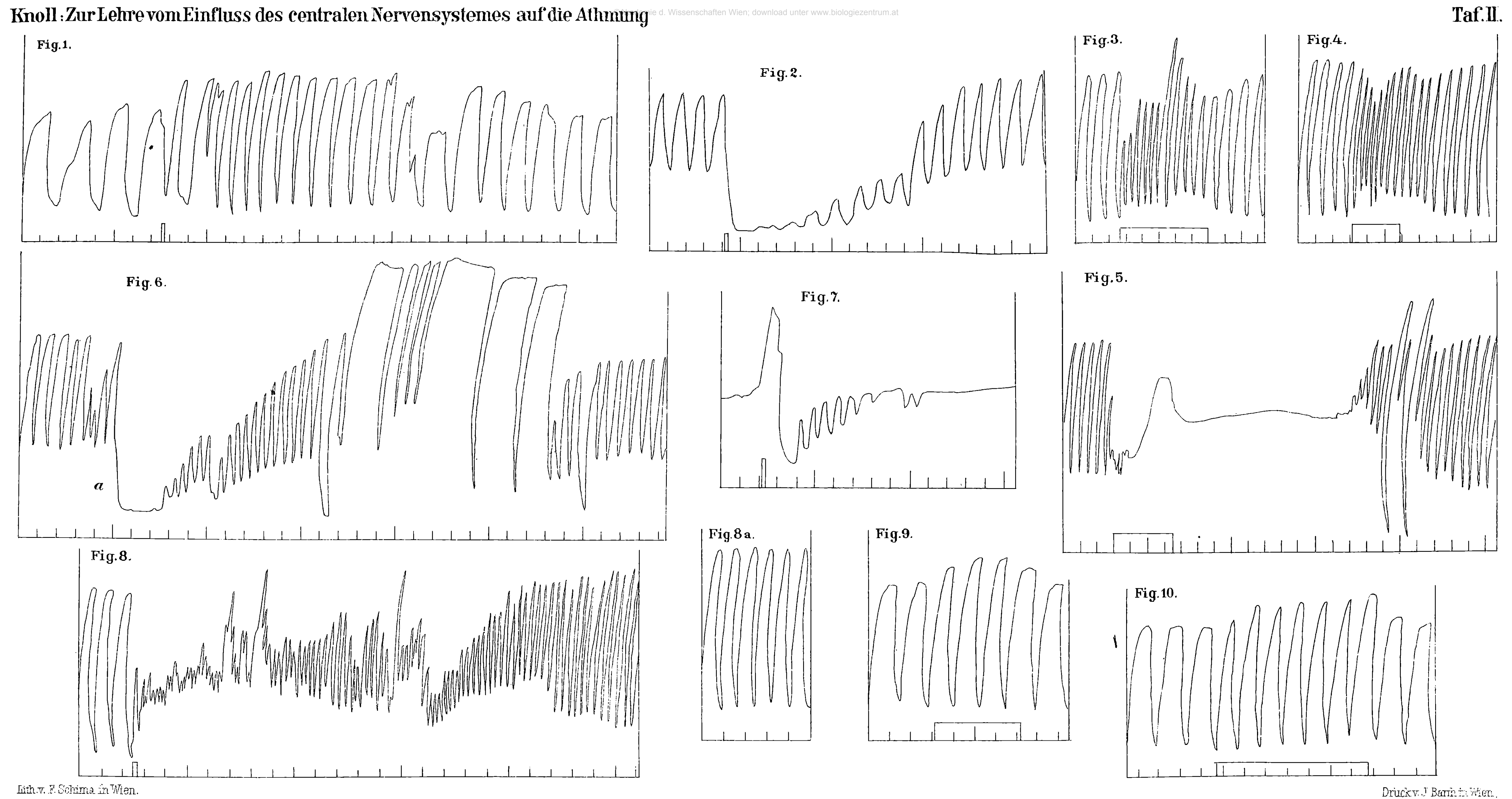
„ 19. Schnitt in der Mitte der vorderen Vierhügel.

„ 20. Reizen der medullarwärts gelegenen Schnittfläche, dicht am Aquaeductus Sylvii. J. R. A. 10.

„ 21. Reizen ebenda. J. R. A. 7.

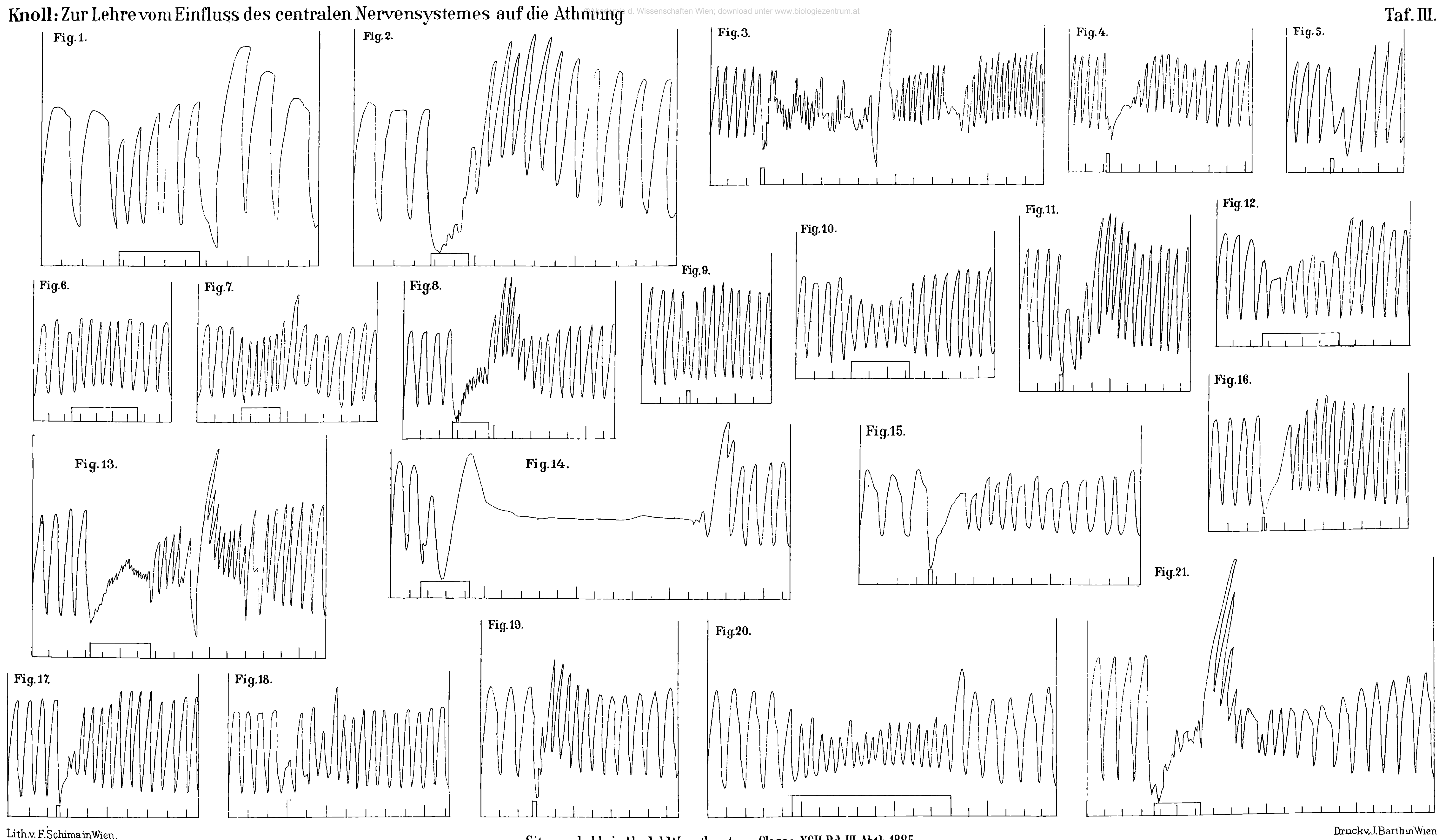


Druck v. J. Barth in Wien.



Lith. v. F. Schima in Wien.

Druck v. J. Barth in Wien.



Lith. v. F. Schima in Wien.

Druck v. J. Barth in Wien